Der Artbegriff bei Bakterien, Ein- und Vielzellern

T. WEISSE

Abstract: **The species concept of bacteria, protists and metazoa.** This article reviews the state of the art of the species concepts currently used for bacteria (prokaryotes), protists and metazoa. The species concept if of utmost importance in the context of the ongoing biodiversity debate. Depending on the species concept used, estimates of the 'true'number of, mainly bacterial and protist, species differ by several orders of magnitude. The processes leading to speciation are fundamentally different between prokaryotes and eukaryotes, and it is at present unknown if there are bacterial species that are comparable to the species of multicellular organisms. The quest for an ideal species concept will continue, although it is not clear if there is a universal unit of evolution termed species.

Key words: Prokaryotes, eukaryotes, ecotypes, operational taxonomic units (OTU), biodiversity.

Einleitung

Auch fast 150 Jahre nach der Veröffentlichung von DARWINs klassischem Werk über den Ursprung der Arten (DARWIN 1859) sehen sich die Evolutionsbiologen und Taxonomen mit einem ungelösten Problem konfrontiert: es ist nach wie vor nicht eindeutig, was eine Art ist. Diese lang andauernde Problematik ist gegenwärtig von erneuter Aktualität, weil die durch anthropogene Eingriffe bedrohte Biodiversität auf der Erde in einer gemeinsamen „Währung" erfasst werden muss und hierfür zumeist die Artenzahl verwendet wird (CLARIDGE et al. 1997b, TORSVIK et al. 2002). Es gibt gegenwärtig über 20 konkurrierende Artkonzepte (MAYDEN 1997), die in fünf oder sechs Hauptkategorien eingeteilt werden können (KING 1993, ROSSELLÓ-MORA & AMANN 2001). Schlimmer noch, die Biologen stimmen nicht einmal in der Frage überein, ob die Art nur eine taxonomische Kategorie ist, d. h. ein abstraktes Konzept, oder eine evolutionäre Einheit (CLARIDGE et al. 1997a, BACHMANN 1998). Dieses „grundlegendste aller biologischen Probleme" (KING 1993) wurde in vielen biologischen Fachgebieten weit gehend ignoriert, teils aus praktischen Gründen, und auch weil viele Biologen sich mit geschlechtlich fortpflanzenden Organismen mit eindeutigen Artgrenzen gemäß dem Biologischen Artkonzept (MAYR 1942, MAYR 1963) beschäftigen. Das „Konzept der Biologischen Art" (Biological Species Concept, BSC) besagt, dass Arten nicht primär durch morphologische Merkmale voneinander getrennt sind, sondern durch Barrieren in der Fortpflanzung. Aus historischen, ethnischen, methodischen und ökonomischen Gründen haben die Wirbeltiere in der Biologie erheblich mehr Aufmerksamkeit erfahren als die Wirbellosen im allgemeinen, und die Mikroorganismen im besonderen. Dies gilt für wesentliche biologische Fachgebiete, wie z. B. die Physiologie, Ökologie oder auch den Naturschutz. Rückblickend scheint diese anthropozentrische Sichtweise die Suche nach einem universellen Artkonzept behindert zu haben.

Das BSC wurde weit gehend angenommen, weil es eine solide theoretische Grundlage hat, leicht in der Praxis angewendet werden kann, und, nicht zuletzt, auf Grund der langjährigen und überragenden Autorität seines hauptsächlichen Verfechters, Ernst MAYR (1904-2005). Selbst als Hundertjähriger verfasste er noch Fachartikel und Bücher zu wesentlichen Fragen der Evolutionstheorie (MAYR 2004). Das BSC ist bei vielen Anlässen, und aus unterschiedlichen Gründen, angegriffen worden, z. B., weil es das Ausmaß der reproduktiven Isolation bei gekreutzen (Hybrid-)Arten nur unzureichend erklären kann (SIMPSON 1961). Eine eigenartige Folgerung des BSC ist, dass es zumnindest in der ersten Hälfte der Zeit, für die Leben auf der Erde nachgewiesen ist, keine Arten gegeben haben kann, da sich die geschlechtliche Fortpflanzung erst relativ spät in der Evolutionsgeschichte entwickelt hat (HULL 1997). Für Botaniker und Mikrobiologen hat das Biologische Artkonzept wenig Bedeutung, da es nicht auf sich ungeschlechtlich fortpflanzende Taxa angewendet werden kann, zu denen die Bakterien, viele Pflanzen und viele Einzeller gehören.

Denisia **20**,
zugleich Kataloge der
oberösterreichischen
Landesmuseen
Neue Serie **66** (2007),
149–154

Das Artkonzept der Bakterien

Die Mikrobiologen verfügen auch heute noch über kein eindeutiges Artkonzept. Das Konzept der morphologisch definierten Art (Morphospecies-Konzept, MSC), das von den meisten, mit eukaryontischen (=kernhaltigen) Ein- und Vielzellern arbeitenden Taxonomen bevorzugt wird, hat keine befriedigende theoretische Grundlage, und zudem unterscheiden sich sehr viele, nicht miteinander verwandte Bakterien, morphologisch kaum voneinander bzw. ist die Morphologie der meisten Bakterien in Abhängigkeit von den Umweltfaktoren sehr variabel. Weiters gibt es für die meisten Bakterien keine fossilen Funde, über die Entwicklungslinien über einen längeren evolutiven Zeitraum rekonstruiert werden könnten. Selbst wenn diese vorhanden wären, wäre ihre Aussagekraft im Vergleich zu den Vielzellern eingeschränkt, weil Bakterien ihre Erbinformation nicht nur ‚vertikal' von der Mutter- auf die Tochterzelle weiter geben, sondern auch ‚horizontal' Erbinformation aus der Umwelt aufnehmen können. Diese Erbinformationen können von Organismen stammen, die mit den Bakterien überhaupt nicht verwandt sind. Einige, vom theoretischen Ansatz her hoch entwickelte Artkonzepte, können daher in der Praxis für die Artbeschreibung von Bakterien kaum angewendet werden, weil sie zu viele unbeweisbare Annahmen enthalten.

Die großen Fortschritte der Molekularbiologie haben in den letzten beiden Jahrzehnten zu einer Modifikation des bakteriellen Artbegriffs geführt. Mit den heutigen technischen Möglichkeiten kann eine bakterielle Art auf Grund der Ähnlichkeit der in den Nukleinsäuren gespeicherten Erbinformation bestimmt werden. Dabei gehören zwei Bakterienisolate einer Art an, wenn ihre gesamte DNA (Desoxyribonukleinsäure, engl. desoxyribonucleic acid) zu >70 % hybridisiert und die Temperaturen, bei der jeweils 50% ihrer doppelsträngigen DNA denaturiert sind, um ≤5 °C divergieren. Weitere Kennzeichen der bakteriellen DNA werden ebenso wie klassische, chemotaxonomische Merkmale wie Pigmente und Lipide sowie die Subtratabhängigkeit des bakteriellen Wachstums zur Artdefinition verwendet. Dieses polythetische, pragmatische Artkonzept berücksichtigt damit Verwandtschaftsverhältnisse ebenso wie phänotypische Eigenschaften und kann als „phylo-phänetisches Artkonzept" (ROSSELLÓ-MORA & AMANN 2001) bezeichnet werden. Andere Autoren betonen stärker die ökologischen Aspekte der Artbildung und bevorzugen den Begriff „Ökotyp" für eine Gruppe von bakteriellen Populationen, die alle die gleiche ökologische Nische besitzen (COHAN 2001). Diese Definition hat den Vorteil, dass sie Parallelen zum Biologischen Artkonzept aufweist, weil auch hierbei eine Art durch eine ökologische Nische gekennzeichnet ist (MAYR 1963). Doch auch die ökologische Definition einer Art bleibt letztlich unbefriedigend, weil es in der Praxis, und auch grundsätzlich, unmöglich ist, die ökologische Nische einer Art vollständig zu charakterisieren. Dementsprechend sind die Artgrenzen bei den Bakterien und sonstigen Prokaryonten (kernlosen Organismen) gegenwärtig fließend, und es erscheint fraglich, ob die Prokaryonten überhaupt Artgrenzen entwickelt haben, die jenen der Eukaryonten entsprechen.

Die Artbeschreibung von Bakterien wird von dem Internationalen Kommittee der Systematischen Bakteriologie gemäß den Regeln des „International Code of Nomenclature of Bacteria" (ICNB), der den jeweiligen Internationalen Namen-Codes für Pflanzen und Tiere entspricht, festgelegt und von Zeit zu Zeit aktualisiert (STACKEBRANDT et al. 2002). Die Regeln des ICNB erfordern, dass vor einer Neubeschreibung einer Bakterien-Art der Typusstamm in einer öffentlichen Stammsammlung hinterlegt werden muss. Da die Kultivierung der meisten natürlichen Bakterienstämme bisher nicht gelungen ist, sind gegenwärtig <6000 bakterielle Arten gültig beschrieben. Es ist heute jedoch möglich, mit Kultivierungs-unabhängigen Methoden direkt die Diversität der bakteriellen DNA aus Umweltproben zu messen. Die Schätzungen über die tatsächlich vorhandene bakterielle (Arten-)Vielfalt liegen um Größenordnungen über der gültig beschriebenen Artenzahl und gehen im Extremfall von bis zu 10^9 Arten aus (DYKHUIZEN 1998, WEISSE 2006b). Die höchsten Artenschätzungen beruhen dabei auf einer Analyse der Diversität der bakteriellen DNA aus Bodenproben, die unter verschiedenen Annahmen auf die globale Diversität hochgerechnet wurde. Derartige Abschätzungen sind sehr unsicher, und es ist gegenwärtig unklar, in wie weit aus der Diversität der Nukleinsäuren auf die Artenvielfalt der Prokaryonten geschlossen werden kann.

Das Artkonzept der Einzeller

Das Artkonzept beeinflusst, wie oben am Beispiel der Bakterien ausgeführt, die in einer Umweltprobe oder in einem Gebiet geschätzte oder tatsächlich vorhandene Artenzahl. Die zu den kernhaltigen Organismen (Eukaryonten) gehörenden Einzeller (Protisten) besitzen wesentlich mehr morphologische und ultrastrukturelle Merkmale als die Bakterien, die zu einer Unterscheidung der Arten genutzt werden können. Die meisten Protisten sind jedoch so klein (<0.5 mm), dass sie mit dem bloßen Auge nicht mehr erkannt werden können. Die Entwicklung der Lichtmikroskopie ermöglichte es den Pionieren der Protozoologie vom Ende des 17. bis ins 19. Jahrhundert, zahlreiche morphologische Feinheiten zu erkennen und viele neue Arten zu beschreiben. Seit

der Anwendung der Elektronenkroskopie können weitere, vor allem intrazelluläre Details bei Protisten erkannt werden, so dass die Anzahl der beschriebenen Arten in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts erneut stark angestiegen ist und, proportional zum Sammelaufwand und der taxonomischen Expertise des Beobachters, noch immer ansteigt (FOISSNER 2006).

Die große morphologische und ultrastrukturelle Diversität der Protisten führte dazu, dass das Morphospecies-Konzept (MSC) für über 200 Jahre das dominierende Artkonzept für die Einzeller war (FINLAY 2004). Ein Problem bei der Anwendung des MSC sind die sog. „kryptischen" Arten, die vor allem bei den Ciliaten seit langem bekannt sind (SONNEBORN 1937, SONNEBORN 1957). Dabei handelt es sich um morphologisch nicht unterscheidbare Ciliaten, die sich jedoch physiologisch und verhaltensbiologisch eindeutig trennen lassen und häufig sogar auf Grund ihres Fortpflanzungsverhaltens nach dem biologischen Artkonzept als verschiedene Arten identifiziert werden können. Kürzlich konnten für mehrere Ciliaten- und Flagellatenarten große interspezifische ökophysiologische Unterschiede nachgewiesen werden, die mit dem MSC unvereinbar sind (WEISSE 2002, LOWE et al. 2005, WEISSE & RAMMER 2006). Das BSC ist für die Artabgrenzung der Protisten im Allgemeinen weniger geeignet, weil die Bedeutung und das Ausmaß der geschlechtlichen Fortpflanzung bei den meisten natürlich vorkommenden Einzellern unbekannt sind.

Die Fortschritte der Molekularbiologie ermöglichen es, ähnlich wie bei den Bakterien, in zunehmendem Maße, die Artabgrenzung der Protisten und ihre stammesgeschichtliche Verwandtschaft auf Grund ihrer Nukleinsäureausstattung zu beurteilen. Ähnlich wie bei den Bakterien wird gegenwärtig davon ausgegangen, dass die innerartliche Divergenz der kleinen ribosomalen Untereinheit der DNA (SSU rDNA) 1-2 % nicht übersteigt (JEROME et al. 1996, SNOEYENBOS-WEST et al. 2002). Das bedeutet, dass sich die Basensequenz der SSU rDNA innerhalb einer Protistenart bei einer Länge von z. B.1800 Nukleotiden um nicht mehr als 36 Basenpaare unterscheiden darf. Neueste Untersuchungen zeigten jedoch, dass Protistenstämme mit völlig identer SSU rDNA sich physiologisch und in anderen Genen stark voneinander unterscheiden können (BOENIGK et al. 2004, BARTH et al. 2006). Eine ausgeprägte innerartliche Diversität ist für die Ciliaten bereits nachgewiesen und für andere Einzeller wahrscheinlich (DINI & NYBERG 1993, WEISSE 2006a, WEISSE 2006b).

Im Allgemeinen ist die Übereinstimmung bei der Artabgrenzung und phylogenetischen Gruppierung der Einzeller zwischen den mit konventionellen Methoden (morphologische und Ultrastrukturuntersuchungen) und den molekularen Techniken erzielten Ergebnissen heute hoch. Es gibt jedoch nach wie vor Fälle, in denen die morphologische und die molekulare Taxonomie und Phylogenie zu unterschiedlichen Ergebnissen kommen (WALOCHNIK et al. 2002, FOISSNER et al. 2003, WEISSE 2006b).

Auf Grund der vorherigen Überlegungen mögen das sog. „Kohäsions-Artenkonzept" (TEMPLETON 1989), das Phylogenetische Artkonzept (CRACRAFT 1983), das in mehreren Modifikationen vorliegt, oder das Ökologische Artkonzept (VAN VALEN 1976) geeigneter als das Morphospecies-Konzept erscheinen, die „wahre" Artenvielfalt der Einzeller zu erkennen. Das Ökologische Artkonzept betont die ökologischen Besonderheiten der Arten, wobei eine Art aus einer Gemeinschaft von Organismen besteht, die dieselbe ökologische Nische bilden oder besetzen. Ähnlich wie oben für die Bakterien ausgeführt, sind diese Konzepte jedoch in der Praxis nicht leicht anwendbar. Das Kohäsionsartkonzept (CSC) z. B. definiert Arten als evolutionäre Stammlinien, deren artdefinierende Grenzen auf die Kräfte zurückzuführen sind, die reproduktive Gemeinschaften begründen (Kohäsionsmechanismen). Das können z. B. Isolationsmechanismen oder Sexualpartnererkennung sein. Der Nachteil des CSC liegt in dem großen Informationsbedarf in Form von molekularbiologischen, fortpflanzungsbiologischen, und morphologischen Daten, die für die Überprüfung einer Folge von inhärenten Nullhypothesen benötigt werden (WEBER 2003). Ähnliche Einwände gelten für die phylogenetischen und ökologischen Artkonzepte.

Für die aktuelle Forschung zu den Mechanismen der Artbildung und Artabgrenzung der Einzeller besteht die Herausvorderung, den Zusammenhang zwischen DNA-Sequenzmustern (Genen), der Genexpression und dem Phänotyp im Hinblick auf die Fitness der Organismen herzustellen. Die Fitness bezeichnet den Fortpflanzungserfolg, der sich als Beitrag eines bestimmten Genotyps zur folgenden Generation (Tochtergeneration), relativ zu den anderen Genotypen innerhalb der Population, messen lässt. Ein wesentlicher Schritt zu diesem Fernziel sind die gegenwärtigen Genomprojekte, wobei auch das Erbgut (Genom) mehrerer Einzeller vollständig sequenziert wird. Im Idealfall sollten Voraussagen über den selektiven Vorteil bestimmter Genotypen unter definierten Umweltbedingungen in einigen Jahren möglich werden.

Das Artkonzept der Vielzeller

Die phylogenetische Abgrenzung zwischen Ein- und Vielzellern ist weitaus weniger ausgeprägt als zwischen Pro- und Eukaryonten, zu denen die Einzeller zählen. Die Vielzelligkeit ist in der Evolutionsgeschichte der Organismen ein relativ junges Ereignis. Carl Linnaeus (Carl von Linné, 1707-1778) gilt als Begründer der modernen Taxonomie, der in seinem erstmals 1735 erschienenen Hauptwerk „Systema naturae" (LINNAEUS 1756) die drei Naturreiche Steine, Pflanzen und Tiere unterschied und die noch heute gültige binäre Nomenklatur für die Beschreibung von Arten vor allem mit seiner „Philosophia Botanica" (1751; im Internet frei verfügbar unter http://botanicallatin.org/philbot/philbot.html) einführte. Das Artkonzept von Linnaeus war ein typologisches, das die vielzelligen Organismen auf Grund ihrer äußeren Ähnlichkeit gruppierte. Während kein Biologe heute mehr LINNAEUS' Ansicht von der Unveränderbarkeit der Arten teilt, ist das typologische (oder phänetische) Artkonzept in seiner modernen Form, dem Morphospecieskonzept, auch heute noch das für alle Organismen insgesamt am weitesten verbreitete Artkonzept.

Bezüglich des Artbegriffs der Vielzeller wurde im 20. Jahrhundert das Biologische Artkonzept dominierend, das jedoch nicht nur das eindeutigste, sondern auch das umstrittendste aller Artkonzepte ist. Nach dem BSC besteht eine Art aus einer „Gruppe von tatsächlich oder potenziell sich geschlechtlich fortpflanzenden Populationen, die reproduktiv von anderen derartigen Gruppen isoliert sind" (MAYR 1942). Dieses Buch (Systematics and the Origin of Species) von MAYR war nicht nur für die Definition des Artbegriffs der Vielzeller entscheidend, sondern es wurde zu einem Eckpfeiler der Synthetischen Evolutionstheorie, die ein klares Verständnis der Artbildung vermittelt. Die fehlende Möglichkeit der sexuellen Fortpflanzung und die daraus resultierende Isolierung stellt nach dem BSC einen wesentlichen Mechanismus der Artbildung dar. Nach MAYR erfolgt die Isolierung nahezu ausschließlich durch geografische Isolation (allopatrische Artbildung, z. B. MAYR 1947). Diese Betonung der allopatrischen Artbildung als im Grunde einzigen Mechanismus der Artbildung ist in den letzten Jahrzehnten zunehmend kritisiert worden, und nach heutigem Verständnis spielt die sympatrische Artbildung (ohne geografische Isolierung) eine wesentlich größere Rolle für die Artbildung der Vielzeller als MAYR annahm (TREGENZA & BUTLIN 1999, DIECKMANN & DOEBELI 1999).

Das BSC betont die Artbildung der rezenten Organismen, ist jedoch für die phylogenetische Rekonstruktion von Entwicklungslinien wenig geeignet. Weitere wesentliche Einwände gegenüber dem BSC, wie seine Unfähigkeit, die bei Pflanzen weit verbreitete Hybridisierung und Polyploidie als Artbildungsmechanismen zu berücksichtigen, wurden in der Einleitung angedeutet. In den letzten 60 Jahren hat das BSC zahlreiche Modifikationen erfahren, nicht zuletzt durch Ernst MAYR selbst (zusammengefasst von PROVINE 2004, MAYR 2004). So kann die gemeinsame ökologische Nische als weiteres Kriterium der Artdefinition hinzugefügt werden, um die Anwendung des BSC auf ungeschlechtliche Arten zu erweitern und eine gewisse Synthese mit dem ökologischen Artkonzept zu erzielen (WIENS 2004). Die Klarheit und theoretische Begründung des BSC schränken seine (universelle) Anwendbarkeit zweifellos ein. Von den zahlreichen anderen Artkonzepten, die gegenwärtig für die Artbeschreibung und die Artbildungsmechanismen der Vielzeller verwendet werden, sind das Morphospecieskonzept (v. a. in der Botanik), das Evolutionäre Artkonzept (ESC) und das Ökologische Artkonzept die wichtigsten. Nach dem ESC besteht eine Art aus einer Entwicklungslinie von Populationen, die sich unabhängig von anderen Entwicklungslinien in der Evolution entwickelt haben und eigenständige evolutionäre Rollen und Charakteristika haben (SIMPSON 1961). So plausibel dieses Artkonzept auch sein mag, es ist in der Praxis für den Artbegriff nur bedingt anwendbar. Ebenso, wie es prinzipiell unmöglich ist, die ökologische Nische einer Art in all ihren Fazetten zu charakterisieren, können die Entwicklungslinien der Organismen mit ihren jeweiligen Besonderheiten in der Regel nicht lückenlos nachvollzogen werden. Im Ergebnis verwenden Taxonomen häufig eine nicht eindeutig definierte Kombination für die Beschreibung neuer Arten („bio-morpho-öko-Species", KUTSCHERA 2004). Für die Vielzeller geht die Suche nach einem umfassenden Artkonzept daher auch im 21. Jahrhundert unverändert weiter.

Diskussion

Es ist bisher nicht gelungen, ein universelles Artkonzept zu entwickeln, das auch in der Praxis, z. B. im Naturschutz, leicht anwendbar ist. Ein geeignetes Artkonzept muss nicht nur die eindeutige Beschreibung neuer Arten und die Messbarkeit der Artenvielfalt ermöglichen, sondern es muss auch die Prozesse der Artentstehung erklären können. Letzteres ist vor allem im Zusammenhang mit der Diskussion um den Erhalt der Biodiversität auf der Erde bedeutsam. Es ist aus grundsätzlichen Überlegungen fraglich, ob es ein „ideales Artkonzept" überhaupt geben kann (HULL 1997). Die Prozesse, die zur Artbildung der Bakterien, Einzeller, Pflanzen und Tiere beitragen sind z. T. so unterschiedlich, dass eine Vereinheitlichung über alle Organismenreiche derzeit unmöglich erscheint. Der Versuch, die Ökoty-

pen der Bakterien mit den Arten der Eukaryonten gleich zu setzen (COHAN 2002), ist hilfreich, wenn die Diversität über die Organismenreiche hinweg verglichen werden soll. Dieser Ansatz verbessert primär die taxonomische Auflösung, die bisher bei den Prokaryonten viel zu gering war; er erklärt jedoch nicht befriedigend die Artentstehung der Bakterien.

Hinsichtlich der Frage der Artenvielfalt ist nicht nur die unterschiedliche taxonomische Auflösung innerhalb der verschiedenen Organismenreiche ein Problem, sondern auch der unterschiedliche Aufwand, der für die Artentdeckung und -beschreibung aufgewendet werden muss. Säugetiere sind so auffällig, dass, mit wenigen möglichen Ausnahmen, alle Arten bekannt sind. Mikroorganismen (Prokaryonten und Einzeller) können nur mit techischen Hilfsmitteln erkannt werden. Außerdem nimmt die Individuenzahl proportional zur Größe der Organismen ab. Ein Gramm einer Bodenprobe kann 2 x 10^{10} Bakterien enthalten (TORSVIK, ØVREÅS & THINGSTAD 2002), in einem ml einer Wasserprobe eines natürlichen Gewässers finden sich zumeist 1-10 Millionen Bakterien. Die Chance, seltene Arten mit den üblichen Probennahmetechniken zu erfassen, ist äußerst gering. Niemand ist derzeit in der Lage, die tatsächliche Vielfalt der Prokaryonten in einm m? Boden oder auch nur in einem kleinen See annähernd genau zu erfassen. Weiters sind nicht nur viele mögliche Habitate (svw. „Wohnorte"), sondern ganze Kontinente für taxonomische Großgruppen, wie die Ciliaten (Wimpertierchen), bisher nur unzureichend beprobt (FOISSNER 1999). Wir sind daher weit davon entfernt, die tatsächliche Artenzahl und die Biodiversität der Mikroorganismen, im Vergleich zu jener der Makroorganismen, hinreichend genau beurteilen zu können. Die Biodiversitätsforschung wird sich daher in den kommenden Jahren auf die Mikroorganismen konzentrieren müssen, weil die Mikroorganismen für die meisten biogeochemischen Prozesse auf der Erde wesentlich bedeutsamer als die Makroorganismen sind. Eine pragmatische Lösung des Artproblems der Mikroorganismen ist daher nicht nur von akademischer, sondern von erheblicher praktischer Bedeutung für die künftige, nachhaltige Nutzung der natürlichen Ressourcen auf der Erde.

Zusammenfassung

Die wesentlichen, heute gültigen Artkonzepte für die Bakterien, Ein- und Vielzeller werden vorgestellt und im Hinblick auf ihre Eignung, die Biodiversität der Organismen zu messen, diskutiert. Die Artkonzepte, die gegenwärtig für die Mikroorganismen (Bakterien i.w.S. und Einzeller) verwendet werden, sind uneinheitlich, und die Schätzungen über die tatsächlich vorhandenen Artenzahlen dieser Gruppen differieren daher um Größenordnungen. Die Artbildungsprozesse sind bei den Bakterien und den höher entwickelten Organismen derart unterschiedlich, dass es gegenwärtig unklar ist, ob es überhaupt bakterielle Arten gibt, die jenen der Vielzeller entsprechen. Die Weiterentwicklung des Artkonzeptes der Bakterien und Einzeller ist von großer praktischer Bedeutung, weil die Mikroorganismen für die biogeochemischen Prozesse auf der Erde ungleich wichtiger als die Vielzeller sind.

Literatur

BACHMANN K. (1998): Species as units of diversity: an outdated concept. — Theory Biosci. **117**: 213-230.

BARTH D., KRENEK S., FOKIN S.I. & T.U. BERENDONK (2006): Intraspecific genetic variation in Paramecium, revealed by mitochondrial COI sequences. — J. Eukaryot. Microbiol. **53**: 20-25.

BOENIGK J., STADLER P., WIEDLROITHER A. & M.W. HAHN (2004): Strain-specific differences in the grazing sensitivities of closely related ultramicrobacteria affiliated with the Polynucleobacter cluster. — Appl. Environ. Microbiol. **70**: 5787-5793.

CLARIDGE M.F., DAWAH H.A. & M.R. WILSON (1997a): Practical approaches to species concepts for living organisms.— In: CLARIDGE M.F., DAWAH H.A. & M.R. WILSON, Species – The units of biodiversity, Chapman & Hall, London: 1-15.

CLARIDGE M.F., DAWAH H.A. & M.R. WILSON (1997b): Species - The units of biodiversity. — In: CLARIDGE M.F., DAWAH H.A. & M.R. WILSON, The Systematics Association Special Volume Series, Chapman & Hall, London: 1-439.

COHAN F.M. (2001): Bacterial species and speciation. — Syst. Biol. **50**: 513-524.

COHAN F.M. (2002): What are bacterial species? — Annu. Rev. Microbiol. **56**: 457-487.

CRACRAFT J. (1983): Species concepts and speciation analysis. — Current Ornithology **1**: 159-187.

DARWIN C. (1859): On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. — John Murray, London: 1-502.

DIECKMANN U. & M. DOEBELI (1999): On the origin of species by sympatric speciation. — Nature **400**: 354-357.

DINI F. & D. NYBERG (1993): Sex in ciliates. — In: DINI F. & D. NYBERG, Advances in Microbial Ecology, Plenum Press, New York, London: 129-144.

DYKHUIZEN D.E. (1998): Santa Rosalia revisited: Why are there so many species in bacteria? — Antonie van Leeuwenhoek **73**: 25-33.

FINLAY B.J. (2004): Protist taxonomy: an ecological perspective. — Phil. Trans. R. Soc. Lond. **B 359**: 599-610.

FOISSNER W. (1999): Protist diversity: estimates of the near-imponderable. — Protist **150**: 363-368.

FOISSNER W. (2006): Biogeography and dispersal of microorganisms: a review emphasizing protists. — Acta Protozool. **45**: 111-136.

FOISSNER W., STRÜDER-KYPKE M., STAAY G.W.M. van der, MOON-van der STAAY S.-Y. & J.H.P. HACKSTEIN (2003): Endemic ciliates (Protozoa, Ciliophora) from tank bromeliads (Bromeliaceae): a combined morphological, molecular, and ecological study. — Europ. J. Protistol. **39**: 365-372.

HULL D.L. (1997): The ideal species concept - and why we can't get it. — In: HULL D.L., Species – The units of biodiversity, Chapman & Hall, London: 357-380.

JEROME C.A., SIMON E.M. & D.H. LYNN (1996): Description of *Tetrahymena empidokyrea* n. sp., a new species in the *Tetrahymena pyriformis* sibling species complex (Ciliophora, Oligohymenophorea), and an assessment of its phylogeneitc position using small-subunit rRNA sequences. — Can. J. Zool. (Rev. Can. Zool.) **74**: 1989-1906.

KING M. (1993): Species Evolution: the role of chromosome change. — Cambridge University Press, Cambridge, U.K.: 1-336.

KUTSCHERA U. (2004): Species concepts: leeches versus bacteria. — Lauterbornia **52**: 171-175.

LINNAEUS C. (1756): Systema Naturae. — Theodor Haak, Leiden: 8 Abbildungstafeln.

LOWE C.D., DAY A., KEMP S.J. & D.J.S. MONTAGNES (2005): There are high levels of functional and genetic diversity in Oxyrrhis marina. — J. Eukaryot. Microbiol. **52**: 250-257.

MAYDEN R.L. (1997): A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. — In: MAYDEN R.L., Species – The units of biodiversity, Chapman & Hall, London: 381-424.

MAYR E. (1942): Systematics and the origin of species. — Columbia Univ. Press, New York: 1-334.

MAYR E. (1947): Ecological factors in speciation. — Evolution **1**: 263-288.

MAYR E. (1963): Animal species and evolution. — Harvard Univ. Press, Cambridge: 797.

MAYR E. (2004): 80 years of watching the evolutionary scenery. — Science **305**: 46-47.

PROVINE W.B. (2004): Ernst Mayr: Genetics and Speciation. — Genetics **167**: 1041-1046.

ROSSELLÓ-MORA R. & R. AMANN (2001): The species concept for prokaryotes. — FEMS Microbiol. Rev. **25**: 39-67.

SIMPSON G.G. (1961): Principles of animal taxonomy. — Columbia Univ. Press, New York: 1-247.

SNOEYENBOS-WEST O.L.O., SALCEDO T., MCMANUS G.B. & L.A. KATZ (2002): Insights into the diversity of choreotrich and oligotrich ciliates (Class: Spirotrichea) based on genealogical analyses of multiple loci. — Int. J. Syst. Evol. Micr. **52**: 1901-1913.

SONNEBORN T.M. (1937): Sex, sex inheritance and sex determination in *Paramecium aurelia*. — Proc. Natl. Acad. Sci. USA **23**: 378-385.

SONNEBORN T.M. (1957): Breeding systems, reproductive methods, and species problems in protozoa. — In: SONNEBORN T.M., The species problem, American Association for the Advancement of Science, Washington: 155-324.

STACKEBRANDT E. et al. (12 Koautoren) (2002): Report of the ad hoc committee for the re-evaluation of the species definition in bacteriology. — Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **52**: 1043-1047.

TEMPLETON A.T. (1989): The meaning of species and speciation: a genetic perspective. — In: TEMPLETON A.T., Speciation and its consequences, Sinauaer Associates, Sunderland, MA: 3-27.

TORSVIK V., ØVREÅS L. & T.F. THINGSTAD (2002): Prokaryotic diversity - magnitude, dynamics, and controlling factors. — Science **296**: 1064-1066.

TREGENZA T. & R.K. BUTLIN (1999): Speciation without isolation. — Nature **400**: 311-312.

van VALEN L. (1976): Ecological species, multispecies, and oaks. — Taxon **25**: 233-239.

WALOCHNIK J., MICHEL R. & H. ASPÖCK (2002): Discrepancy between morphological and molecular biological characters in a strain of Hartmannella vermiformis Page 1967 (Lobosea, Gymnamoebia). — Protistology **2**: 185-188.

WEBER A. (2003): Taxonomie und Artstatus höhlenbewohnender und oberirdischer Welse der Gattung *Rhamdia* (Pimelodidae, Teleostei) in Mexiko. — Dissertation, Fachbereich Biologie, Universität Hamburg: 1-112.

WEISSE T. (2002): The significance of inter- and intraspecific variation in bacterivorous and herbivorous protists. — Antonie van Leeuwenhoek **81**: 327-341.

WEISSE T. (2006a): Freshwater ciliates as ecophysiological model organisms – lessons from Daphnia, major achievements, and future perspectives. — Arch. Hydrobiol. (in press).

WEISSE T. (2006b): Biodiversity of freshwater microorganisms – achievements, problems, and perspectives. — In: WEISSE T., Reviewing European Freshwater Sciences, 2005. — Pol. J. Ecol., (in press).

WEISSE T. & S. RAMMER (2006): Pronounced ecophysiological clonal differences of two common freshwater ciliates, *Coleps spetai* (Prostomatida) and *Rimostrombidium lacustris* (Oligotrichida), challenge the morphospecies concept. — J. Plankton Res. **27**: 55-63.

WIENS J.J. (2004): Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. — Evolution **58**: 193-197.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Thomas WEISSE
Institut für Limnologie der
Österreichischen Akademie der Wissenschaften
Mondseestr. 9
5310 Mondsee
Austria
E-Mail: thomas.weisse@oeaw.ac.at